

玉米雌穗性状遗传分析与形成机制^{*}

殷芳冰^{1,2} 王 成^{1,2} 龙 艳^{1,2,3} 董振营^{1,2**} 万向元^{1,2,3**}

(1 北京科技大学生物与农业研究中心 化学与生物工程学院 顺德研究生院 北京 100083)

(2 北京中智生物农业国际研究院 北京 100192)

(3 北京首佳利华科技有限公司 主要作物生物育种北京市工程实验室 生物育种北京市国际科技合作基地 北京 100192)

摘要 雌穗是玉米重要的生殖器官,雌穗发育决定成熟果穗大小及单穗粒重,进而直接影响玉米产量。雌穗性状主要包括穗长、穗粗、穗行数、行粒数、穗重、单穗粒重等,均为多基因控制的数量遗传性状,且其遗传结构各不相同。解析雌穗性状的遗传基础,优化雌穗结构,是玉米增产的重要途径。前人通过数量性状位点(quantitative trait locus mapping, QTL)定位和全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)等方法,已经鉴定出较多雌穗性状相关的遗传位点,但是目前已鉴定功能的基因较少,所建立的遗传位点一致性图谱并不完整,因此难以全面揭示雌穗性状遗传结构。通过综合前人雌穗性状遗传定位进展,现将已鉴定 QTL 位点和显著关联 SNP 整合至玉米 B73 参考基因组 V4 版本,并鉴定出雌穗性状定位热点区间,对深入解析雌穗性状遗传结构、指导雌穗性状基因克隆和理解雌穗发育分子机制均具有重要意义。

关键词 雌穗性状 QTL 定位 全基因组关联分析 遗传结构 基因

中图分类号 Q819

玉米是我国第一大粮食作物,为保障我国粮食安全起到了重要作用,玉米也是全球种植面积最大、产量最高的农作物,全球总产已多年保持在 10 亿吨以上^[1]。国家统计局数据显示,2020 年中国玉米播种面积为 41 260 千公顷,产量为 26 067 万吨,与 2019 年相比减少 1.89 万吨,玉米单产和总产近年来处于整体平稳态势。由于生态退耕、工业、交通和城镇发展等原因,耕地面积逐渐减少,而随着我国整体消费力提升,对玉米需求量逐步增加。2019 年我国玉米进口量为 479 万吨,2020 年进口量达到 1 130 万吨,而在 2021 年上半年就进口 1 530.2 万吨(中国海关数据),玉米对外依赖度增加,因此提高玉米产量是我国当前的现实需求。

玉米产量三大要素是亩穗数、穗粒数和百粒重^[2],后两者均受雌穗性状影响。雌穗性状一般包括穗长

(ear length, EL)、穗粗(ear diameter, ED)、穗行数(kernel row number, KRN)、行粒数(kernel number per row, KNR)、穗重(ear weight, EW)、单穗粒重(kernel weight per ear, KWE)、秃尖长度(ear tip-barrenness, ETB)、穗轴粗(cob diameter, CD)、穗轴重(cob weight, CW)、籽粒区长度(fruit length, FL)、结实率(setting rate, SR)等,各个性状间存在一定相关性,在不同程度上共同影响玉米产量^[3,4]。研究表明,玉米雌穗性状大多是由微效多基因控制的数量性状,并且具有较高的遗传力^[5]。因此,了解雌穗性状的遗传结构,更加有利于对玉米产量性状进行早代选择。

前人已经通过 QTL 定位、全基因组关联分析等方法对雌穗性状的遗传结构进行了较多研究,并鉴定出大量相关遗传位点。虽已有研究对这些遗传位点进行汇总分析^[6],但是仅涉及部分雌穗性状,难以全面揭示雌穗性状遗传结构。因此,本研究目的即为系统总结雌穗 11 个子性状的遗传结构研究进展,更新雌穗性状相关遗传位点的一致性图谱,鉴定出定位热点区间。本研究对深入解析雌穗性状遗传结构、指导雌穗性状

收稿日期:2021-10-31 修回日期:2021-11-17

^{*} 中央高校基本科研业务费专项资金(06500060)、国家“万人计划”科技创新领军人才特殊支持经费(201608)资助项目

^{**} 通讯作者,电子信箱:zydong@ustb.edu.cn; wanxiangyuan@ustb.edu.cn

基因克隆、理解雌穗发育分子机制和利用分子标记辅助选择改良玉米雌穗性状进而增加玉米产量均具有重要意义。

1 玉米雌穗发育过程

玉米雌穗又称雌花序, 结实后称为果穗。玉米雌穗性状形成与花序发育密切相关, 在花序发育早期就已决定大部分雌穗性状。玉米在营养生长过程中茎尖分生组织 (shoot apical meristem, SAM) 起始叶片的发育, 在每一片叶的叶腋处形成一个腋生分生组织 (axillary meristem, AM)。营养阶段转换为生殖阶段后, 玉米 AM 原基膨大伸长形成雌花序分生组织 (inflorescence meristem, IM)^[7]。雌穗的发育分为生长锥伸长期、小穗分化期、小花分化期和性器官发育形成期 4 个时期^[8]。在生长锥伸长期, IM 显著伸长, 长度大于宽度, 雌穗开始分化; 在小穗分化期, IM 启动小穗对分生组织 (spikelet pair meristem, SPM), 并转化形成两个小穗分生组织 (spikelet meristem, SM); 在小花分化期, SM 转化形成两个小花分生组织 (floral meristem, FM), 即上位花分生组织 (upper floral meristem, UFM) 和下位花分生组织 (lower floral meristem, LFM), FM 在基部外围出现 3 个雄蕊突起, 中间隆起一个雌蕊原基, 小花分化末期, 雄蕊退化消失, 雌蕊原基继续生长, UFM 继续发育成为结实小花, LFM 退化为不育小花; 在性器官发育形成期, 雌穗中下部小花雌蕊的花柱和柱头 (即花丝) 首先逐渐伸长, 顶端出现分叉和茸毛, 花丝最终从苞叶中伸出。同时, 子房膨大, 胚珠分化, 胚囊卵器发育成熟。雄穗发育过程与雌穗相似, 不同的是 IM 会形成一定数量的分枝分生组织 (branching meristem, BM), 并且 SM 形成的两个 FM 最终发育形成可育上位花和下位花, 雄蕊正常生长, 雌蕊在雄穗中退化^[7-8]。

雌穗发育中 IM 的宽度和 IM 分化出的 SPM 的数目影响最终穗行数的形成, 而 IM 的长度、IM 持续分化 SPM 的能力, 以及 SPM 持续向 SM 发育和 SM 持续向 FM 发育的能力影响最终行粒数的形成, 而穗粒数则取决于行粒数和穗行数共同的形成过程。因此研究玉米雌穗发育过程与遗传机制, 对提高玉米产量具有重要意义。

2 雌穗性状 QTL 定位进展及总结

玉米雌穗性状是微效多基因控制的数量性状, 遗

传结构较为复杂, 早期主要利用 QTL 定位方法进行雌穗性状遗传解析。QTL 定位方法经历了单标记分析法^[9] (single marker analysis, SMA)、区间作图法^[10] (interval mapping, IM)、复合区间作图法^[11] (composite interval mapping, CIM), 以及最近发展起来的基于混合线性模型的复合区间作图法^[12-13] (composite interval mapping based on mixed linear model, MCIM) 和完备区间作图法^[14] (inclusive composite interval mapping, ICIM)。

1992 年, Stuber 等^[15]首次利用 RFLP 分子标记定位了优良玉米杂交组合 B73 × Mo17 的 7 个性状 (产量、株高、穗位高等) QTL, 并同时比较了单标记分析法和区间作图法两种方法检测的差异, 最终共鉴定出 11 个产量性状 QTL 位点。除 6 号染色体, 这两种分析方法检测的 QTL 位点几乎一致。随着分子标记的发展, 特异性强且遗传信息丰富的 SSR 标记被广泛应用于 QTL 定位中。国内 Yan 等^[16]利用 150 个 SSR 和 24 个 RFLP 标记对 Zong3 × 87-1 构建的含有 266 个家系的 $F_{2,3}$ 群体对产量及产量构成因素 (穗行数、行粒数、百粒重) 进行 QTL 定位, 共检测出 29 个 QTL 位点, 其中 11 个位点在两个环境中均能检测到, 单个 QTL 对表型变异的贡献在 3.7% ~ 16.8%。Tang 等^[17]以 Zong3 和 87-1 为亲本, 构建了杂交种豫玉 22 的永久 F_2 群体用于杂种优势 QTL 定位, 共检测 13 个 QTL 位点, 其中包括 7 个穗长 QTL 位点和 1 个穗行数 QTL 位点。由于二代测序的发展, 高密度图谱逐步应用于 QTL 定位中。Chen 等^[18]对 Chang7-2 × 787 构建的含有 708 个家系的 F_2 群体进行 GBS 测序, 绘制了一份高密度染色体 bin-map, 并定位了 3 个雌穗性状 QTL 位点和 7 个雄穗性状 QTL 位点, 最小定位区间达到 0.8 Mb, 遗传定位的精确度明显提高。

前人研究所报道的 QTL 定位结果对深入解析玉米雌穗遗传结构提供了数据支持。通过总结国内外雌穗性状 QTL 定位研究进展^[16-50], 共汇总了 1 013 个玉米雌穗性状 QTL 位点, 其中包括 406 个穗行数 QTL, 190 个穗长 QTL, 101 个穗轴粗 QTL, 75 个穗重 QTL, 72 个穗轴重 QTL, 64 个行粒数 QTL, 62 个穗粗 QTL, 21 个单穗粒重 QTL, 14 个秃尖长度 QTL, 8 个单穗粒数 QTL。由于大多数 QTL 定位结果仅仅整合在各自构建的遗传图谱上, 无法综合揭示前人 QTL 定位研究的规律, 我们针对 QTL 定位结果仅具有遗传图谱信息, 但是其连锁标记具有序列信息的, 通过序列 Blast 的方法, 将相应分子标记定位在 B73 参考基因组 (AGPv4); 针对 QTL

定位结果整合于物理图谱,但是参考基因组信息为较旧版本的,我们统一转换至 B73 参考基因组 (AGPv4)。最终成功转换 618 个 QTL 位点^[16-44],除穗轴粗 QTL 转换成功相对较少外,其他性状 QTL 数目与原始数据分布趋势一致,其中穗行数 QTL 最多,为 245 个,单穗粒重和秃尖长度 QTL 最少,均为 12 个,单穗粒数 QTL 并未转换成功(表 1)。10 条染色体中 5 号染色体 QTL 位点数目最多,为 88 个,6 号染色体上 QTL 位点数目最少,为 33 个(表 1)。从子性状 QTL 分布情况看,穗长在 1 号染色体上 QTL 分布最多,为 24 个,在 7 号和 8 号染色体上 QTL 分布最少,均为 6 个;穗行数在 4 号染色体上 QTL 分布最多,为 40 个,在 6 号和 10 号染色体上 QTL 分布最少,均为 11 个(图 1a、表 1)。由于定位方法、亲本遗传背景和群体类型等差异,不同研究仅能够揭示雌穗性状的部分遗传组成,为了获取更全面的雌穗性状遗传信息,并鉴定出可以被不同独立研究重复检测的可靠遗传位点,我们进一步对所定位 618 个 QTL 位点进行了对比分析,并定义可以被 3 次及以上独立研究重复检测的位点为相应性状的 QTL 热点区间(QTL hotspot),共鉴定出 76 个雌穗性状 QTL 热点区间,穗行数 QTL 热点区间为 68 个,在 1~10 号染色体

均有分布;穗长 QTL 热点区间为 3 个,分布在 2 号、9 号、10 号染色体;穗重 QTL 热点区间为 2 个,分布在 1 号、2 号染色体;行粒数 QTL 热点区间为 3 个,均位于 5 号染色体,其他性状则未鉴定出热点区间(图 2、表 S1)。其中,穗行数 QTL 热点区间 4 号染色体 200.053~208.887 Mb 被不同独立研究重复检测到的次数最多,为 9 次;2 号染色体 18.323~20.399 Mb、22.071~26.774 Mb、4 号染色体 40.318~41.687 Mb、178.365~183.236 Mb、5 号染色体 10.405~15.269 Mb 均在 5 次独立研究中被重复检测到(表 S1)。

在所鉴定的 76 个雌穗性状 QTL 热点区间中,有 4 个区间已有雌穗性状调控基因克隆报道;所鉴定 6 个可被 5 次及以上独立研究重复检测的 QTL 热点区间中,有 2 个区间已有雌穗性状调控基因克隆报道(表 S1)。这表明对玉米雌穗性状定位热点区间,特别是可被多个独立研究重复检测的区间进行重点研究,可为玉米雌穗性状关键基因的克隆提供重要参考。本研究所鉴定 76 个雌穗性状 QTL 热点区间中,72 个热点区间尚无雌穗性状相关基因克隆,这些热点区间为进一步克隆雌穗性状关键基因和开发分子标记进行选择育种具有重要的指导意义。

表 1 玉米雌穗相关性状 QTL、显著关联 SNP 位点数量总结

Table 1 Summary of the number of maize ear-trait-related QTLs and SNPs

性状	Chr1	Chr2	Chr3	Chr4	Chr5	Chr6	Chr7	Chr8	Chr9	Chr10	合计
EL	24/91	17/89	12/36	7/32	21/61	8/39	6/29	6/37	10/38	10/40	121/492
ED	6/6	3/1	3/5	1/10	2/5	1/2	2/4	3/4	10/1	4/0	35/38
EW	8/7	9/2	4/3	9/2	7/5	2/2	9/0	5/3	6/4	1/1	60/29
KRN	26/50	28/47	22/33	40/72	38/49	11/23	18/27	27/23	24/32	11/26	245/382
KNR	6/2	5/7	3/4	5/1	9/3	2/1	1/1	4/2	4/2	5/1	44/24
CW	8/6	10/10	3/6	3/3	7/5	5/3	5/5	6/5	4/2	1/1	52/46
CD	8/64	7/43	0/39	4/40	2/32	3/33	2/24	3/23	7/27	1/19	37/344
ETB	0/5	5/0	1/1	0/0	0/0	0/3	3/0	0/0	0/1	3/0	12/10
KWE	0/0	2/2	1/0	1/0	2/1	1/1	3/1	0/2	2/0	0/0	12/7
FL	0/18	0/11	0/0	0/0	0/2	0/2	0/1	0/6	0/8	0/1	0/49
SR	0/9	0/0	0/0	0/7	0/16	0/1	0/3	0/3	0/8	0/0	0/47
合计	86/258	86/212	49/127	70/167	88/179	33/110	49/95	54/108	67/123	36/89	618/1 468

Note: The numbers of QTLs or SNPs were showed on the left or right side of the slashes, respectively

3 雌穗性状 GWAS 研究进展及总结

近年来,随着多个植物全基因组测序解析,覆盖全

基因组的 SNP 标记开发及生物信息学研究迅猛发展,利用关联分析方法发掘植物数量性状遗传位点或基因已成为目前国际研究的热点之一。关联分析又称连锁

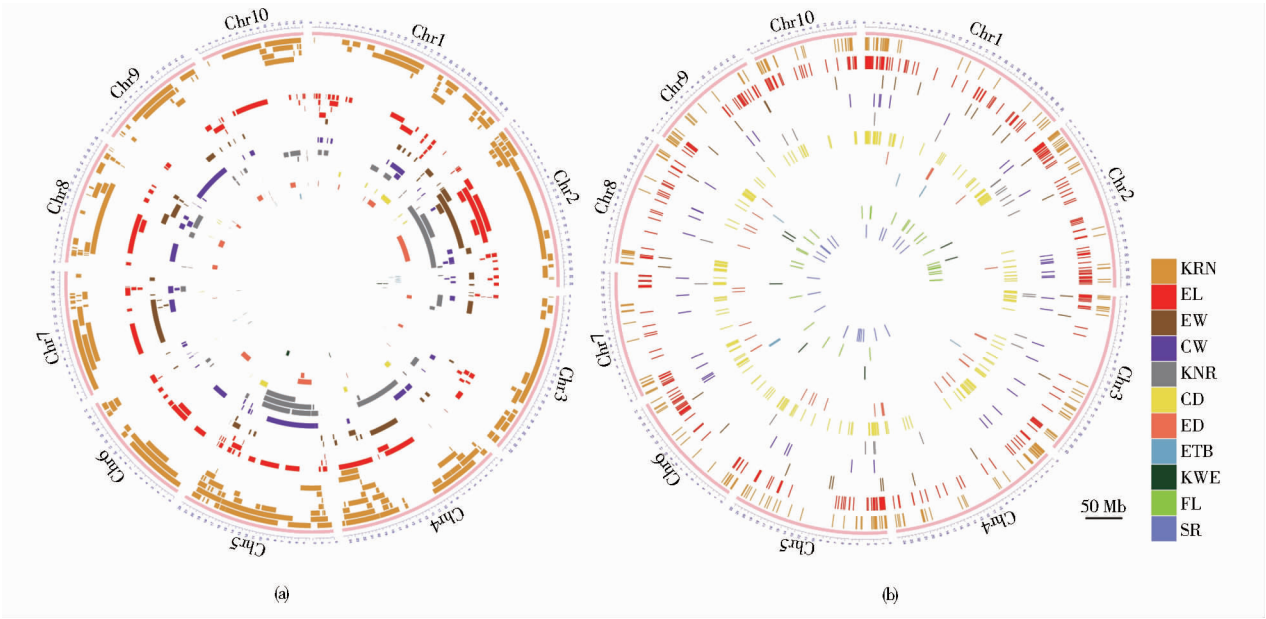


图 1 玉米雌穗性状定位 QTL (a) 及显著关联 SNP (b) 染色体分布

Fig.1 Chromosomal distribution of ear-trait-related QTLs and SNPs in maize

CD: Cob diameter; CW: Cob weight; ED: Ear diameter; EL: Ear length; ETB: Ear tip-barrenness; EW: Ear weight; FL: Fruit length; KNR: Kernel number per row; KRN: Kernel row number; KWE: Kernel weight per ear; SR: Setting rate

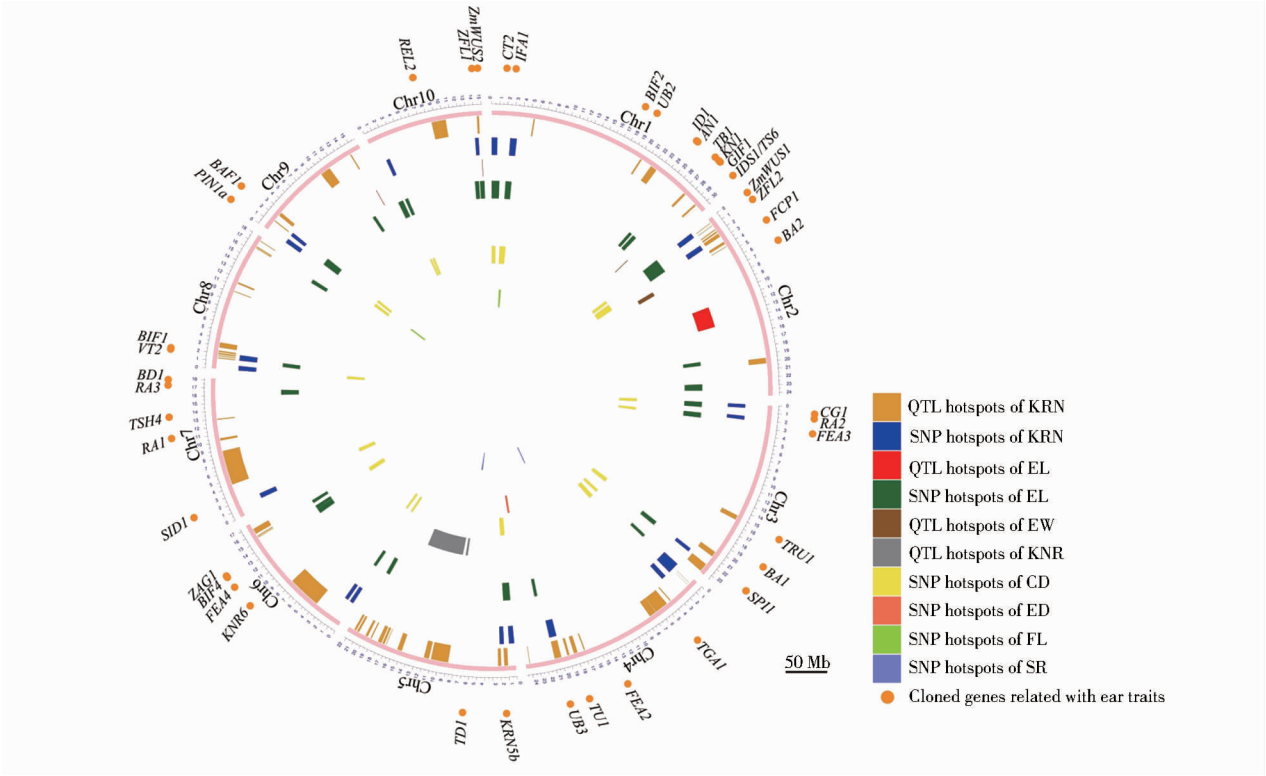


图 2 玉米雌穗性状 QTL、SNP 热点区间及已克隆基因染色体分布

Fig.2 Chromosomal distribution of ear-trait-related QTL and SNP hotspots and cloned genes in maize

不平衡作图 (linkage disequilibrium mapping, LD mapping) 或关联作图 (association mapping), 是一种以连锁不平衡为基础, 鉴定某一群体内目标性状与遗传标记或候选基因关系的分析方法^[51-52], 分为候选基因关联分析 (candidate gene-based association analysis) 与全基因组关联分析 (genome-wide association studies, GWAS) 两种^[53], 分析过程包括群体构建、表型测定、基因型测定、群体内遗传关系评估及关联分析几个步骤。关联分析所使用的自然群体、巢式关联群体 (nested association mapping population, NAM)^[54]、多亲本高世代互交群体 (multi-parent advanced generation inter-cross, MAGIC)^[55]、随机开放亲本关联群体 (random open-parents association mapping, ROAM)^[56] 等遗传多样性丰富、重组率较高, 因此关联分析定位精度较高。

关联分析最早应用于人类遗传疾病的致病位点探究^[57]。2001 年, Thomsberry 等^[58] 利用 141 个 SSR 标记在 92 份玉米自交系中对玉米开花期和株高相关的 *Dwarf8* 位点进行候选基因关联分析, 首次将候选基因关联分析应用于植物中。Beló 等^[59] 利用 8 590 个 SNP 标记在 553 份玉米自交系中对油酸含量进行全基因组关联分析, 首次将全基因组关联分析应用于玉米中。目前已有多个雌穗相关性状通过关联分析定位出显著关联 SNP 位点。例如, Brown 等^[45] 利用 NAM 群体对雌穗的 3 个性状和雄穗的 4 个性状同时进行关联分析和连锁分析, 在穗长、穗粗、穗行数 3 个雌穗性状中共发现 811 个显著关联 SNP 位点和 101 个 QTL 位点。Xiao 等^[43] 利用 10 个 RIL 群体组合形成的 ROAM 群体和高密度标记对 4 个雌穗性状进行关联分析, 在穗长、穗重、穗行数、穗轴重 4 个雌穗性状中共发现 600 个显著关联 SNP 位点。

通过查阅和汇总国内外雌穗性状 GWAS 研究文献, 我们共汇总并成功转换 1 468 个雌穗性状显著关联 SNP 位点至 B73 参考基因组 (AGPv4)^[38-45, 60-62]。统计分析雌穗性状关联分析结果, 鉴定出的穗长和穗行数显著关联 SNP 最多, 分别为 492 个和 382 个, 单穗粒重显著关联 SNP 最少, 为 7 个, 此结果与 QTL 位点分布情况较为一致 (图 1b、表 1)。从 SNP 在染色体上的分布情况看, 雌穗性状显著关联 SNP 在 10 条染色体上均有分布, 其中在 1 号染色体上分布最多, 为 258 个, 在 10 号染色体上分布最少, 为 89 个, 并且 SNP 在各染色体首、末端分布较为密集 (图 1b、表 1)。为了更全面理解雌穗性状遗传情况, 通过显著关联 SNP 分布信息确定

候选基因, 我们进一步对汇总的 1 468 个显著关联 SNP 位点进行对比分析, 并以 5 Mb 为滑动窗口, 将窗口内大于 5 个 SNP 的区间定义为 SNP 热点区间 (SNP hotspot), 共发现 72 个雌穗性状 SNP 热点区间。与所鉴定 QTL 热点区间主要集中在穗行数性状不同, SNP 热点区间主要分布于穗行数、穗长、穗轴粗性状, 分别为 21 个、27 个、19 个, 穗粗、籽粒区长度、结实率性状 SNP 热点区间分别为 1 个、2 个、2 个 (图 2、表 S1)。其中 SNP 热点区间 4 号染色体 0.245 ~ 16.220 Mb (穗行数)、1 号染色体 0.028 ~ 12.702 Mb (穗长)、2 号染色体 0.052 ~ 23.871 Mb (穗长)、5 号染色体 0.063 ~ 12.244 Mb (穗长)、1 号染色体 0.023 ~ 9.496 Mb (穗轴粗) 分别存在 20 个及以上显著关联 SNP (表 S1)。72 个热点区间中, 有 14 个已在相应区间克隆雌穗性状相关基因, 如 *IFAI*、*ZmWUS1*、*CGI*、*UB3*、*VT2*、*BIF1*、*BIF4* 等; 5 个显著关联 SNP 分布较多的热点区间中, 有 1 个已在相应区间克隆雌穗性状相关基因, 表明通过鉴定雌穗性状 SNP 热点区间, 有助于确定雌穗性状遗传定位区间和指导定位区间候选基因克隆。进一步发现一些雌穗性状 SNP 和 QTL 热点区间存在重叠。例如, 穗行数 QTL 热点区间 2 号染色体 22.071 ~ 26.774 Mb 与穗行数 SNP 热点区间 2 号染色体 21.579 ~ 28.986 Mb 在 22.071 ~ 26.774 Mb 存在重叠, 穗长 QTL 热点区间 10 号染色体 148.671 ~ 149.279 Mb 与穗长 SNP 热点区间 10 号染色体 143.632 ~ 150.987 Mb 在 148.671 ~ 149.279 Mb 存在重叠等 (表 2), 这些区间可被 QTL 定位和关联分析两种方法均鉴定为热点区间, 暗示该区间可能存在调控雌穗性状重要基因。由此, 进一步分析了 QTL 热点区间和 SNP 热点区间重叠区域基因克隆情况, 本研究共鉴定 16 个二者重叠区域, 其中有 3 个重叠区域已有雌穗相关基因克隆 (表 2)。

4 雌穗性状已克隆基因总结与分类

目前基于 QTL 定位、全基因组关联分析和图位克隆等方法, 已经克隆出部分调控雌穗性状相关基因, 这些基因在玉米 10 条染色体上均有分布, 并且在玉米雌穗发育形成过程中通过不同的调控途径发挥相应作用 (图 2、表 3)。这些基因参与的调控途径主要有以下 4 种: CLAVATA-WUSCHEL (CLV-WUS) 负反馈循环信号调控途径^[63]、激素调控途径^[64]、microRNA 调控途径^[65-66] 和 RAMOSA 调控途径^[67]。

表 2 雌穗性状 QTL 及 SNP 共同定位热点区间

Table 2 Chromosomal distribution of the overlaps of maize ear-trait-related QTL and SNP hotspots

性状	染色体	QTL 与 SNP 共同定位热点区间/Mb	热点区间内所含基因
KRN	2	4.863 ~ 5.588, 22.071 ~ 26.774	无
	3	223.243 ~ 224.823	无
	4	7.251 ~ 7.619, 10.673 ~ 10.957, 200.053 ~ 208.887 ¹	UB3 ¹
	5	14.522 ~ 15.269 ¹ , 19.174 ~ 20.319	KRN5b ¹
	8	13.973 ~ 14.747, 16.339 ~ 17.187, 17.464 ~ 17.753, 18.752 ~ 19.243 ¹ , 19.243 ~ 20.793	BIF1 ¹
	9	13.811 ~ 15.042	无
	10	144.228 ~ 145.145	无
EL	10	148.671 ~ 149.279	无

Note: 1. Indicate the hotspots containing cloned ear-trait-related genes and the corresponding genes in specific chromosome

4.1 CLAVATA-WUSCHEL (CLV-WUS) 负反馈循环信号途径关键基因

CLAVATA-WUSCHEL (CLV-WUS) 负反馈循环信号途径最初是在拟南芥体内建立起来的,CLV 途径促进器官发生,WUS 途径诱导分生组织细胞增殖,它们构成了负反馈调节环,保证了拟南芥分生组织的正常增殖与分化,此途径在植物中有一定的保守性^[63,119]。

拟南芥 CLV 途径涉及 3 个基因: *CLV1* (*CLAVATA1*)^[120]、*CLV2* (*CLAVATA2*)^[121] 和 *CLV3* (*CLAVATA3*)^[122],这三个基因共同促进分生组织干细胞向器官发生和分化起始的过程。WUS 在茎端分生组织中心(organizing center, OC)表达,诱导分生组织细胞增殖,CLV3 产生反馈信号,再通过 CLV1/CLV2 受体复合体激活信号转导级联反应,在转录水平上抑制 WUS 的表达,形成了调控分生组织大小的负反馈调节环,保证拟南芥分生组织的正常维持与转化^[119]。玉米 *TDI* (*THICK TASSEL DWARF1*)基因为拟南芥 *CLV1* 同源基因,在 IM 外层细胞和 SPM 起始处表达,通过影响 IM 的大小来调控花序发育,*tdl* 突变体雌穗变形,穗行数增加,雄穗中小穗密度增加,株高降低^[68]。玉米 *FEA2* (*FASCIATED EAR2*)基因为拟南芥 *CLV2* 同源基因,是 SAM 和 IM 的负调控因子,在 IM 中表达;*fea3* 突变体的 IM 显著增大且扁化,小穗密度增加,果穗变短,穗行数增多^[69-70]。*CT2* (*COMPACT PLANT2*)编码异源三聚体 GTP 结合蛋白的 α 亚基,在 SAM、IM、叶原基、小穗和花的发育中均有表达。*FEA2* 位于 *CT2* 的上游,*FEA2* 和 *CT2*/ $G\alpha$ 蛋白互作,形成一个复合体来感知和传输 CLV3 类多肽信号,进而控制花序分生组织干细胞的发育^[71]。*FEA3* (*FASCIATED EAR3*)基因在干细胞控制中

发挥功能,*fea3* 突变体雌穗 IM 增大,穗行数增加^[72]。*FEA3* 是 *FCP1* (*FON2-LIKE CLE PROTEIN1*)的上位基因,*FEA3* 可以结合 FCP 多肽,抑制 *ZmWUS1* 的表达^[72]。

ZmWUS1 和 *ZmWUS2* 是拟南芥 *WUS* 同源基因。*ZmWUS1* 是调控玉米茎尖分生组织发育的关键基因,过表达 *ZmWUS1* 会导致植株发育较快、节间变短、叶片密度略有增加,并且有些株系的叶序由互生变为对生^[73]。近期对 *Bif3* 突变体的研究发现突变体中含有 *ZmWUS1* 基因的串联重复 (*ZmWUS1-B*)。*ZmWUS1-B* 启动子区间由于插入了一小段嵌合序列导致基因表达显著增强,造成了玉米花序分生组织结构的显著变化,玉米雌穗最终发育为球状,表明 *ZmWUS1* 基因在玉米分生组织调控中的重要作用^[74]。*ZmWUS2* 主要在叶原基、IM 中表达,*ZmWUS2* 和 *TD1* 的表达模式在雄花序或雌花序的所有分生组织类型中高度重叠^[73]。玉米 CLV 途径基因抑制 WUS 途径基因的表达,而 WUS 途径基因则促进 CLV 途径基因的表达,二者形成负反馈调节环,共同调控玉米分生组织进行正常的增殖和转化^[119]。

4.2 激素调控途径关键基因

目前所鉴定与雌穗发育相关的激素调控基因主要与生长素相关,生长素在植物发育的所有阶段均起着关键作用,许多参与生长素合成、运输和信号转导的基因在玉米雌穗发育过程中发挥了重要作用^[123]。

所克隆与生长素合成相关的雌穗发育调控基因有 *SPII* (*SPARSE INFLORESCENCE1*)和 *VT2* (*VANISHING TASSEL2*)。*SPII* 编码与拟南芥 *YUC* 相似的黄素单加氧酶,该酶是色氨酸依赖性植物生长素合成途径中的

表 3 已克隆雌穗性状相关基因汇总

Table 3 Summary of the cloned ear-trait-related genes

调控途径	基因名称	基因 ID	位置/bp	编码蛋白	参考文献
CLV-WUS	<i>TDI</i>	Zm00001d014793	Chr5:63456839 ~ 63460120	LRR 蛋白激酶	[68]
负反馈途径	<i>FEA2</i>	Zm00001d051012	Chr4:136765871 ~ 136767712	LRR 蛋白激酶	[69-70]
	<i>CT2</i>	Zm00001d027886	Chr1:16722714 ~ 16730676	GTP 结合蛋白	[71]
	<i>FEA3</i>	Zm00001d040130	Chr3:28711131 ~ 28713722	LRR 受体样蛋白	[72]
	<i>FCP1</i>	Zm00001d003320	Chr2:40126366 ~ 40127328	CLE 蛋白	[72]
	<i>ZmWUS1</i>	Zm00001d001948	Chr2:3416796 ~ 3418004	Wuschel 相关同源异型框蛋白	[73-74]
	<i>ZmWUS2</i>	Zm00001d026537	Chr10:147855536 ~ 147856873	Wuschel 相关同源异型框蛋白	[73]
激素途径	<i>SPII</i>	Zm00001d044069	Chr3:218287295 ~ 218289461	黄素单加氧酶	[75]
	<i>VT2</i>	Zm00001d008700	Chr8:17394723 ~ 17398865	色氨酸氨基转移酶	[76]
	<i>BIF1</i>	Zm00001d008749	Chr8:18951758 ~ 18953833	AUX/IAA 转录因子	[64,77]
	<i>BIF2</i>	Zm00001d031068	Chr1:175807851 ~ 175809432	丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶	[78-79]
	<i>BIF4</i>	Zm00001d037691	Chr6:134088831 ~ 134092670	AUX/IAA 转录因子	[64]
	<i>PIN1a</i>	Zm00001d044812	Chr9:3291763 ~ 3295059	PIN 蛋白	[80-81]
	<i>FEA4</i>	Zm00001d037317	Chr6:120724112 ~ 120726773	bZIP 转录因子	[82]
	<i>BA1</i>	Zm00001d042989	Chr3:186014629 ~ 186015264	bHLH 转录因子	[75-76,78,83-84]
	<i>BA2</i>	Zm00001d003897	Chr2:65742713 ~ 65755466	与 BA1 共定位并异二聚化的蛋白质	[85]
	<i>BAF1</i>	Zm00001d045427	Chr9:21786350 ~ 21787375	AT-hook 蛋白	[86]
	<i>KN1</i>	Zm00001d033859	Chr1:276073335 ~ 276081242	同源异型结构域转录因子	[87-90]
	<i>IFA1</i>	Zm00001d028216	Chr1:26771165 ~ 26776231	C2C2-yabby 转录因子	[91]
	<i>AN1</i>	Zm00001d032961	Chr1:244858795 ~ 244867417	ent-焦磷酸古巴酯合成酶	[92]
	<i>BD1</i>	Zm00001d022488	Chr7:178605958 ~ 178606905	ERF 转录因子	[93]
miRNA 途径	<i>CG1</i>	zma-MIR156b	Chr3:6928278 ~ 6928401	两个串联 miRNA156	[65]
	<i>TGA1</i>	Zm00001d049822	Chr4:46350597 ~ 46355118	SBP-box 转录因子	[94-95]
	<i>TU1</i>	Zm00001d052180	Chr4:181857308 ~ 181864042	MADS-box 转录因子	[96]
	<i>TSH4</i>	Zm00001d020941	Chr7:137273600 ~ 137277139	SBP-box 转录因子	[97]
	<i>UB2</i>	Zm00001d031451	Chr1:190382866 ~ 190386589	SBP-box 转录因子	[98-99]
	<i>UB3</i>	Zm00001d052890	Chr4:203611347 ~ 203615518	SBP-box 转录因子	[98-100]
	<i>GIF1</i>	Zm00001d033905	Chr1:278134999 ~ 278138569	GRF 相互作用因子	[101]
	<i>IDS1/TS6</i>	Zm00001d034629	Chr1:298422859 ~ 298427050	AP2 转录因子	[66,102-103]
	<i>SID1</i>	Zm00001d019230	Chr7:23054461 ~ 23065589	AP2 转录因子	[103]
RAMOSA 途径	<i>RA1</i>	Zm00001d020430	Chr7:113572410 ~ 113572937	C2H2 锌指蛋白	[104-105]
	<i>RA2</i>	Zm00001d039694	Chr3:12158280 ~ 12159065	LOB 结构域蛋白	[106]
	<i>RA3</i>	Zm00001d022193	Chr7:172484959 ~ 172489194	海藻糖-6-磷酸磷酸酯酶	[107]
	<i>REL2</i>	Zm00001d024523	Chr10:75993828 ~ 76002912	转录辅阻遏物	[67]
其他途径	<i>KNR6</i>	Zm00001d036602	Chr6:94190254 ~ 94199686	丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶	[108]
	<i>KRN5b</i>	Zm00001d013603	Chr5:15168335 ~ 15173013	核酸内切酶/核酸外切酶/磷酸酶家族蛋白	[109]

(续表3)

调控途径	基因名称	基因 ID	位置/bp	编码蛋白	参考文献
	<i>ZFL1</i>	Zm00001d026231	Chr10:141561862 ~ 141564767	LEAFY 同源蛋白	[110-111]
	<i>ZFL2</i>	Zm00001d002449	Chr2:12914091 ~ 12917068	LEAFY 同源蛋白	[110-111]
	<i>ID1</i>	Zm00001d032922	Chr1:243201405 ~ 243204865	IDD 家族蛋白	[112-113]
	<i>ZAG1</i>	Zm00001d037737	Chr6:135893605 ~ 135901920	MADS-box 转录因子	[114]
	<i>TB1</i>	Zm00001d033673	Chr1:270553676 ~ 270554776	TCP 家族转录因子	[115-117]
	<i>TRU1</i>	Zm00001d042111	Chr3:151328862 ~ 151332856	BTB/POZ 结构域转录因子	[118]

限速酶。*SPH* 在新近出现的原基和 AM 附近表达,是玉米花序发育所必需的。*spi1* 突变体雌穗较小,籽粒较少,SPM 起始存在缺陷^[75]。*VT2* 基因编码玉米营养生长和繁殖发育必需的色氨酸氨基转移酶,在花序的表皮和脉管系统中表达,是拟南芥 *TAA1* (*TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE OF ARABIDOPSIS1*) 的直系同源基因,在色氨酸依赖的生长素生物合成途径中将色氨酸转化为吲哚-3-丙酮酸。*vt2* 突变体雌穗畸形,穗长和穗粒数明显减少^[76]。

调控雌穗发育的生长素运输和信号转导途径基因有 *BIF1* (*BARREN INFLORESCENCE1*)、*BIF2* (*BARREN INFLORESCENCE2*)、*BIF4* (*BARREN INFLORESCENCE4*)、*ZmPIN1a* (*PIN-FORMED PROTEIN1a*)、*FEA4* (*FASCIATED EAR4*)、*BA1* (*BARREN STALK1*)、*BA2* (*BARREN STALK2*)、*BAF1* (*BARREN STALK FASTIGIATE1*)。*BIF1* 编码生长素/吲哚-3-乙酸 (Aux/IAA) 蛋白,在花序中控制所有侧生分生组织自 SPM 至 SM 和自 SM 至 FM 的启动,*Bif1* 突变体花序侧生分生组织启动存在缺陷,最终使果穗中籽粒较少,雄穗中分枝和小穗较少^[64,77]。*BIF2* 编码调节生长素运输的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,对玉米营养生长和花序发育过程器官发生起关键作用,*bif2* 突变体产生更少的分枝、小穗、小花和花器官,生长素运输降低^[78-79]。*BIF4* 编码 Aux/IAA 蛋白,在 IM 中以及雄穗和雌穗的外围区间广泛表达,是花器官形成所必需的基因,*bif4* 突变体雌穗明显变小,穗轴变细、变短,穗柄细长,结实率大大降低^[64]。*ZmPIN1a* 编码 PIN (PINFORMED) 蛋白,在生长素极性转运中起作用,*ZmPIN1a* 突变导致雌雄穗小花减少、畸形甚至秃科^[80-81]。*FEA4* 编码 bZIP 转录因子,是拟南芥 *PAN* (*PERIANTHIA*) 的同源基因,在整个花序和花分生组织中表达,通过调节生长素等通路基因来促进分生组织边缘的分化,*fea4* 突变体雌穗严重扁

化,但其 SPM、SM、FM 和花器官数目没有明显的变化^[82]。*BA1* 编码一种 bHLH 转录因子,在 AM 和 SPM 中表达,可以协同调节生长素运输和合成相关基因,调控玉米 AM 和侧生器官的形成,*ba1* 突变体不能产生分蘖、果穗、雄穗分枝和雄穗中央的小穗^[75-76,78,83-84]。*BA2* 在未成熟的雄穗、雌穗、根和成熟的叶中表达,所编码蛋白质在细胞核中定位并与 *BA1* 形成异源二聚体,*ba2* 突变体不产生果穗并且在雄穗中具有较少分枝和小穗^[85]。*BAF1* 编码含有 AT-hook DNA 结合基序的转录调节因子,位于 *BA1* 上游,可以调控 *BA1* 的正确表达,是玉米果穗形成所必需的。*BAF1* 在 AM 和未成熟雌雄穗中表达,在 AM 起始的早期阶段作为 AM 原基的边界决定因素发挥作用,*bafl* 突变体无果穗或果穗较短,穗行排列不规则^[86]。

除了生长素,赤霉素、细胞分裂素和乙烯途径相关基因也可以调控玉米雌穗发育。*KN1* (*KNOTTED1*) 在分生组织中表达,通过调节转录因子和激素 (生长素、赤霉素、细胞分裂素等) 生物合成/信号级联来促进分生组织的活性,*kn1* 突变体产生严重的花序发育和花结构缺陷,雌花序和雄花序稀疏,穗很小,结实率较低,籽粒方向改变,雌花果穗有额外的心皮^[87-90]。*IFAI* (*INDETERMINATE FLORAL APEX1*) 负调控 *KN1*,*ifal* 突变体产生额外的 SPMs、SMs 和不确定的 FM,额外小穗的方向与正常小穗的方向相反^[91]。*AN1* (*ANTHER EAR1*) 基因产物参与合成贝壳杉烯,这是赤霉素生物合成途径中的一个中间体。*an1* 突变体雌穗中雄蕊和下位花未退化,雌穗雌雄同花^[92]。*BD1* (*BRANCHED SILKLESS1*) 编码保守的 ERF 转录因子,含有 ERF 的转录因子在乙烯介导的病原体反应以及寒冷和非生物胁迫反应中发挥作用。*BD1* 在 SM 中表达,可以抑制花序中不确定的分枝,*bd1* 突变体果穗发育确定性丧失,在小穗的位置出现分枝^[93]。

4.3 microRNA 调控途径关键基因

microRNA (miRNA) 是一种非编码 RNA 基因产物, 长度 20 ~ 25 个核苷酸, 多数具有高度序列保守性、表达时序性和组织特异性。miRNA 通过与靶 mRNA 的相互作用来抑制基因功能^[124]。研究表明 miRNA 在玉米花序形成过程中起到重要作用, 已检测到大量参与玉米花序发育的 miRNA^[125]。

CG1 (*CORNGRASS1*) 编码两个串联的 miR156, 在玉米的分生组织和侧生器官中表达, *Cg1* 突变体产生分蘖, 花期延迟, 雄穗不分枝, 果穗通常很小, 缺乏有序的穗行^[65]。玉米驯化基因 *TGA1* (*TEOSINTE GLUME ARCHITECTURE1*) 是 miR156 的靶基因, 该基因在颖片中表达, 调控颖片的形态和硬度。 *TGA1* 基因单个碱基变化导致其编码氨基酸由大刍草的 Lys 突变为玉米的 Asn, 从而使 *TGA1* 转化为转录抑制子, 表型从被颖壳包裹的籽粒变成现代玉米的裸粒^[94-95]。 *TU1* (*TUNICATE1*) 在叶片和幼穗原基 SPM 基部的特定细胞表达, 在分生枝形成和性别决定中起作用, 且与 *CG1* 具有协同作用。 *Tu1* 突变体外部颖片明显延长, 玉米的籽粒完全包裹在颖片中, 雄穗和果穗性别逆转^[96]。

TSH4 (*TASSEL SHEATH4*) 是 miR156 的另一个靶基因, 主要抑制侧生器官生长, 影响 AM 的启动和分生组织的确定性。 *tsh4* 突变体雌穗基部存在脱落的苞片, 穗行呈螺旋状, 雄穗分枝数减少, 雄穗主轴上的小穗单生^[97]。 *UB2* (*UNBRANCHED2*) 和 *UB3* (*UNBRANCHED3*) 为 *TSH4* 的同源基因, 可以通过相互作用共同调节玉米穗行数^[97]。 *UB2* 在玉米 IM 中表达, 调控 IM 的大小。 *UB2* 正调控 *UB3* 的表达, 过表达 *UB2* 会导致 *UB3* 表达量增加, 进而导致穗行数减少^[98-99]。 *UB3* 同样在 IM 中表达, 通过调节 IM 的大小调节穗行数^[98-100]。 *KRN4* (*KERNEL ROW NUMBER4*) 是玉米 4 号染色体上的一个穗行数主效 QTL, 位于 *UB3* 下游约 60 kb 的基因间区, 作为 *UB3* 表达的远端调节子来控制穗行数。 *KRN4* 区间 1.2 kb 转座子的插入导致 *UB3* 的表达量下降, 穗行数增多^[99-100]。 *GIF1* (*GRF-INTERACTING FACTOR1*) 在 SAM 和 IM 活跃分裂的细胞中表达, 可以促进花序内分生组织确定性, 调节玉米花器官命运。 *gif1* 突变体雌花序长分枝增加, 雄花序分枝减少, IM 膨大, 雄性和雌性不育。 *GIF1* 能直接结合到 *UB3* 启动子, 通过调节 *UB3* 表达进而调控 IM 的大小和分枝数目^[101]。

IDS1/TS6 (*INDETERMINATE SPIKELET1/TASSELSEED6*) 是由 *TS4* (*TASSELSEED4*) 所编码 miR172 的靶基因, 控制玉米果穗中 SPM 的数量, 并调控 *FEA3*、*FEA4*、*RA3* 和 *TSH4* 的表达。过表达 *IDS1* 产生不确定性小穗, 引发额外的小花, 最终导致玉米穗行数增加^[66, 102-103]。 *SID1* (*SISTER OF INDETERMINATE SPIKELET1*) 同样是 miR172 的靶基因, 是启动 IM 和控制 SPM、促进分生组织决定性和产生性器官所必需的基因, *ids1/sid1* 双突变体花序的所有侧生分生组织均发育异常^[103]。

4.4 RAMOSA 途径关键基因

RAMOSA 途径主要调控植物花序的分枝发育过程。RAMOSA 途径基因突变会导致玉米雌穗产生异常长分枝, 穗行数发生变化^[67, 126]。参与玉米 RAMOSA 调控途径的基因主要有 *RA1* (*RAMOSA1*)、*RA2* (*RAMOSA2*)、*RA3* (*RAMOSA3*)。 *RA1* 编码 C2H2 锌指蛋白转录因子, 在初生分生组织基部附近的边界区表达, 控制玉米花序的结构, 影响 SPM 的确定性。 *ra1* 突变体雌穗产生额外的长分枝, 雄穗分枝数增多, 产生复合的分枝侧轴^[104-105]。 *RA2* 编码 LOB 结构域蛋白, 该蛋白质为 *RA1* 转录所必需的。 *RA2* 通过限制 AM 的生长来控制花序结构。 *ra2* 突变体 SPM 增加, 雄穗分枝数增多^[106]。 *RA3* 基因编码一个海藻糖-6-磷酸磷酸酯酶, 在腋生花序分生组织的离散区间表达, 通过调节海藻糖-6-磷酸和海藻糖的水平来影响花序的结构。 *ra3* 突变体雌穗基部产生异常分枝, 雄穗分枝数增多^[107]。 *RA2* 和 *RA3* 位于 *RA1* 上游, 这三个基因通过 RAMOSA 途径共同调节侧生分生组织的确定性。

一些与 RAMOSA 存在相互作用的基因如 *REL2* (*RAMOSA1 ENHANCER LOCUS2*) 编码转录辅阻遏物, 类似于拟南芥的 TOPLESS 蛋白, 使玉米在胚胎发生期间保持顶端-基部极性。 *REL2* 与 *RA1* 存在物理相互作用, *REL2/RA1* 转录阻遏复合物拮抗玉米花序发育过程中不确定分枝的形成^[67]。 *SOS1* (*SUPPRESSOR OF SESSILE SPIKELETS1*) 基因参与调控 SPM 的分化和 IM 的大小, 与 *RA1* 具有上位性相互作用, 与 *RA2* 具有协同作用, 与 *RA3* 具有加性相互作用。 *Sos1* 突变体影响花序发育过程中产生的所有分生组织的确定性, 导致无梗小穗不形成, 产生单个有梗小穗^[127]。

4.5 其他调控途径基因

对所参与调控途径并不明确的已克隆玉米雌穗性

状相关基因,统一归类为其他途径。*KNR6* (*KERNEL NUMBER PER ROW6*)编码含有丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域的蛋白质,在IM中表达,通过介导AGAP磷酸化在花序发育中发挥作用,过表达*KNR6*导致玉米行粒数增加^[108]。*KRN5b* (*KERNEL ROW NUMBER5b*)编码水解二磷酸磷脂酰肌醇的核酸内切酶/核酸外切酶/磷酸酶家族蛋白,在SPM和SM原基表达,对穗花序生殖腺生分生组织的启动具有调节作用,可以特异性地控制IM大小和穗行数。*KRN5b*突变导致IM变宽,穗行数增加^[109]。*ZFL1* (*ZEA FLORICULA/LEAFY1*)和*ZFL2* (*ZEA FLORICULA/LEAFY2*)在花序各种类型的分生组织中均有表达,在花的发育、营养到生殖转换阶段中起关键作用,同时影响开花时间。*ZFL*基因突变导致雄穗雌穗化,果穗基部发育出次级穗,且大部分不育^[110-111]。*IDI* (*INDETERMINATE1*)在幼叶中表达,编码玉米IDD家族蛋白,该蛋白质是玉米开花期的重要调控因子。*id1*突变体叶片增多、花序发育异常、开花期延迟^[112-113]。*RGOL* (*ERVERSED GERM ORIENTATION1*)是从SM向FM转化所必需的基因,*rgol*突变体SM产生额外FM,导致果穗中产生额外的穗行,穗行紊乱,籽粒胚胎面向穗基部^[128]。*ZAG1* (*ZEA AGAMOUS HOMOLOG1*)在雄蕊和心皮原基中表达,编码MADS-box转录因子,调控性器官发育,*zag1*突变体雌花器官分化紊乱^[114]。*TBI* (*TEOSINTE BRANCHED1*)编码TCP家族转录因子,在AM和雄蕊原基中特异表达,调控玉米分蘖数和穗形态,*tbi*突变体分蘖增多,雌穗畸形^[115-117]。*TRUI* (*TASSELS REPLACE UPPER EARS1*)在腋芽中表达,表达部位与*TBI*重叠,在玉米分枝抑制中起到重要作用,*trui*突变体雌穗增长且雄穗化^[118]。

5 总结与展望

高产是目前玉米育种的重要目标,玉米雌穗性状与产量直接相关,其遗传解析和关键基因克隆对玉米高产具有重要意义。玉米雌穗性状是多基因控制的数量性状,遗传结构复杂,且易受环境因素影响。QTL定位是数量性状遗传研究较为有效的方法,能快速确定控制目标性状的QTL位点。但QTL定位方法分辨率

较低,定位区间较大,且易受亲本、群体类型等因素的影响导致定位结果存在差异。关联分析是经典数量遗传理论的拓展,定位精度较高,涉及群体遗传变异丰富,但容易存在假阳性位点。因此,本研究基于大量QTL定位和关联分析数据,分别鉴定出QTL热点区间和SNP热点区间,既有助于提高QTL定位的分辨率也可大大减少关联分析的假阳性率,对深度解析雌穗性状遗传结构具有重要意义,所鉴定热点区间可为雌穗性状调控基因克隆提供理论支撑。同时,本研究鉴定出多个可被QTL定位和关联分析均定义为热点区间的位点,如4号染色体200.053~208.887 Mb区间是穗行数性状QTL和SNP同时富集的热点区间,该区间存在已克隆基因*UB3*;10号染色体148.671~149.279 Mb区间是穗长性状QTL和SNP同时富集的热点区间,该区间尚无已知基因报道,由于该区间可被多种数量遗传学研究方法鉴定为定位热点区间,推测可能存在调控穗长性状的重要基因,该类区间是后期相应性状遗传解析和基因克隆的重点。

通过对已克隆雌穗性状相关基因进行总结,发现雌穗性状相关基因主要通过CLV-WUS负反馈循环信号、激素、miRNA、RAMOSA等途径调控雌穗发育,这为今后通过QTL定位和关联分析所获得定位区间雌穗性状候选基因鉴定提供了重要指导信息。可以通过基因功能注释、基因本体论(gene ontology, GO)分析、KEGG代谢通路分析等方法对定位区间基因进行功能分类,若定位区间存在上述通路相关基因,则可作为重要候选基因进行进一步功能验证。

综上,本研究系统分析和总结了目前玉米雌穗性状遗传定位和基因克隆主要成果,鉴定出大量雌穗性状定位热点区间,为深入认识雌穗性状遗传结构提供了重要数据信息,结合已知基因作用通路分析,为今后雌穗性状基因克隆提供了全新思路。随着基因组重测序技术的发展和机器学习等新分析方法的应用,势必会加快玉米雌穗等性状遗传解析进程。本研究所鉴定热点区间由于可被多项独立研究所支持,必将会成为下一步玉米雌穗等性状相关基因挖掘的重点,所挖掘基因将为优化玉米雌穗性状、提高玉米产量做出重要贡献。

补充数据

表 S1 雌穗性状 QTL 及 SNP 热点区间分布汇总

Table S1 Summary of the chromosomal distribution of maize ear-trait-related QTL and SNP hotspots

性状	染色体	QTL 热点区间/Mb (区间内不同独立研究检测次数)	SNP 热点区间/Mb (区间内所含 SNP 个数)	已知基因
KRN	1	54.028 ~ 55.710 (3)、202.063 ~ 204.150 (3)、218.463 ~ 227.220 (3)、272.978 ~ 276.046 (3)、293.102 ~ 295.562 (4)、298.217 ~ 298.423 ² (3)	0.048 ~ 7.812 (17)、25.925 ~ 34.948 ¹ (12)	<i>IFAI</i> ¹ 、 <i>IDS1</i> ²
	2	4.863 ~ 5.588 (3)、8.807 ~ 9.481 (3)、15.192 ~ 16.422 (3)、18.322 ~ 20.399 (5)、22.071 ~ 26.774 (5)、34.887 ~ 38.310 (4)、41.524 ~ 42.235 (4)、195.475 ~ 202.580 (3)	0.177 ~ 7.426 ¹ (13)、21.579 ~ 28.986 (15)	<i>ZmWUS1</i> ¹
	3	148.152 ~ 154.065 (3)、203.609 ~ 210.466 (3)、223.243 ~ 234.079 (3)	0.007 ~ 5.007 (5)、16.335 ~ 21.384 (6)、219.823 ~ 224.823 (5)	无
	4	7.251 ~ 7.619 (4)、10.673 ~ 10.957 (3)、40.318 ~ 41.687 (5)、46.784 ~ 64.228 (4)、64.550 ~ 73.911 (3)、168.623 ~ 170.065 (3)、178.365 ~ 183.236 (5)、189.139 ~ 192.081 (3)、200.053 ~ 208.887 ¹ (9)、241.458 ~ 242.137 (3)	0.245 ~ 16.220 (30)、23.546 ~ 29.978 (11)、199.295 ~ 209.466 ¹ (17)	<i>UB3</i> ¹
	5	10.405 ~ 15.269 ¹ (5)、19.174 ~ 23.270 (4)、87.878 ~ 110.560 (3)、113.117 ~ 119.770 (3)、149.402 ~ 155.423 (4)、170.626 ~ 171.220 (3)、173.409 ~ 176.147 (3)、177.649 ~ 182.372 (4)、191.441 ~ 192.945 (4)、197.020 ~ 200.074 (4)、209.645 ~ 212.244 (4)、213.924 ~ 216.610 (3)	0.002 ~ 7.166 (18)、14.522 ~ 20.319 ¹ (7)	<i>KRN5b</i> ¹
	6	39.080 ~ 81.971 (3)、152.846 ~ 153.541 (3)、154.368 ~ 155.603 (3)、158.522 ~ 166.027 (3)	0.158 ~ 5.476 (6)、8.757 ~ 13.757 (5)	无
	7	42.931 ~ 87.966 (3)、101.645 ~ 104.576 (3)、128.987 ~ 130.295 (3)、	11.524 ~ 18.250 (11)	无
	8	13.559 ~ 14.747 (3)、16.339 ~ 17.187 (3)、17.464 ~ 17.753 (3)、18.752 ~ 19.243 ² (3)、19.243 ~ 20.793 (3)、21.818 ~ 23.742 (3)、27.676 ~ 34.289 (3)、102.416 ~ 103.345 (3)、113.493 ~ 115.665 (4)、164.803 ~ 165.678 (3)、166.280 ~ 167.568 (3)、175.434 ~ 176.323 (3)	0.002 ~ 6.298 (6)、13.973 ~ 21.469 ^{1,2} (8)	<i>VT2</i> ¹ 、 <i>BIFT</i> ²
	9	13.811 ~ 15.042 (3)、23.174 ~ 27.778 (3)、99.139 ~ 102.441 (3)、102.441 ~ 112.272 (3)、144.051 ~ 145.548 (4)	0.016 ~ 6.248 ¹ (13)、11.834 ~ 16.834 (5)	<i>PIN1a</i> ¹
	10	85.277 ~ 87.401 (3)、87.401 ~ 93.374 (3)、93.374 ~ 93.611 (4)、93.611 ~ 103.654 (3)、144.228 ~ 146.895 (3)	11.397 ~ 16.397 (5)、140.145 ~ 145.145 ¹ (5)	<i>ZFL1</i> ¹
EL	1	无	0.028 ~ 12.702 (28)、23.342 ~ 33.261 (18)、253.363 ~ 258.363 (5)、261.460 ~ 267.978 (6)	无
	2	107.210 ~ 138.761 (3)	0.052 ~ 23.871 ¹ (37)、189.668 ~ 195.769 (6)、227.400 ~ 237.864 (11)	<i>ZmWUS1</i> ¹
	3	无	0.024 ~ 8.434 ¹ (13)、18.223 ~ 26.596 (7)、219.822 ~ 226.875 (8)	<i>CG1</i> ¹
	4	无	1.277 ~ 6.277 (5)、213.077 ~ 218.077 (8)	无
	5	无	0.063 ~ 12.244 (29)、211.154 ~ 217.577 (8)	无
	6	无	1.345 ~ 6.345 (5)、132.529 ~ 141.427 ¹ (10)、141.663 ~ 146.998 (6)、152.955 ~ 157.955 (5)	<i>BIF4</i> ¹

(续表 S1)

性状 染色体			QTL 热点区间/Mb (区间内不同独立研究检测次数)	SNP 热点区间/Mb (区间内所含 SNP 个数)	已知基因
CD	7	无		159. 934 ~ 167. 687 (9)	无
	8	无		11. 862 ~ 18. 246 ¹ (7)、163. 265 ~ 169. 416 (8)	VT2 ¹
	9	150. 000 ~ 150. 672 (4)		7. 308 ~ 19. 148 (16)、122. 253 ~ 127. 253 (5)	无
	10	148. 671 ~ 149. 279 (3)		0. 154 ~ 8. 731 (10)、12. 794 ~ 17. 898 (6)、 135. 064 ~ 141. 798 (7)、143. 632 ~ 150. 987 (6)	无
	1	无		0. 023 ~ 9. 496 (28)、19. 435 ~ 33. 699 (12)	无
	2	无		0. 156 ~ 7. 484 (15)、11. 955 ~ 27. 976 (16)	无
	3	无		0. 148 ~ 7. 120 ¹ (10)、21. 268 ~ 27. 365 (7)、 211. 859 ~ 221. 389 ² (9)	CGI ¹ 、SPII ²
	4	无		0. 065 ~ 7. 113 (13)、17. 586 ~ 28. 191 (11)	无
	5	无		0. 069 ~ 10. 715 (12)	无
	6	无		0. 0834 ~ 5. 375 (6)、14. 877 ~ 20. 162 (7)、 144. 695 ~ 154. 634 (9)	无
ED	7	无		12. 743 ~ 21. 353 (8)	无
	8	无		1. 272 ~ 7. 549 (9)	无
	9	无		0. 025 ~ 6. 946 (13)、11. 889 ~ 17. 943 (6)	无
	10	无		6. 925 ~ 11. 925 (5)、13. 767 ~ 18. 856 (7)	无
EW	4	无		239. 765 ~ 246. 020 (6)	无
KNR	1	284. 975 ~ 286. 103 (3)		无	无
	2	42. 673 ~ 50. 144 (3)		无	无
FL	5	82. 611 ~ 87. 033 (3)、92. 674 ~ 142. 584 (3)、142. 584 ~ 170. 514 (3)		无	无
SR	1	无		25. 156 ~ 31. 889 ¹ (11)	IFAI ¹
	9	无		7. 308 ~ 12. 380 (7)	无
SR	4	无		136. 449 ~ 141. 449 (6)	无
	5	无		70. 628 ~ 76. 070 (9)	无

Note;1,2. Indicate the hotspots with cloned ear-trait-related genes and the corresponding genes in specific chromosome

参考文献

[1] 赵久然,王帅,李明,等. 玉米育种行业创新现状与发展趋势. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 435-446.
Zhao J R, Wang S, Li M, et al. Current status and perspective of maize breeding. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19 (3): 435-446.

[2] 赵久然,郭景伦,郭强,等. 玉米不同品种基因型穗粒数及其构成因素相关分析的研究. 北京农业科学, 1997, 15(6): 1-2.
Zhao J R, Guo J L, Guo Q, et al. Correlation analysis of kernel number per ear and its components in different maize genotypes. Beijing Agricultural Sciences, 1997, 15(6): 1-2.

[3] 李晓花,谢淑芳,胡美静,等. 玉米主要农艺性状灰色关联度分析. 耕作与栽培, 2015(2): 5-6, 9.
Li X H, Xie S F, Hu M J, et al. Grey correlation degree analysis of main agronomic traits of maize. Tillage and Cultivation, 2015 (2): 5-6, 9.

[4] 宁慧云,连晋,赵玉坤,等. 不同玉米品种穗部性状及产量的灰关联评价研究. 农学学报, 2013, 3(6): 13-16, 48.
Ning H Y, Lian J, Zhao Y K, et al. Grey relational evaluation study in ear traits and yield of different maize varieties. Journal of Agriculture, 2013, 3(6): 13-16, 48.

[5] Robinson H F, Comstock R E, Harvey P H. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection 1. Agronomy Journal, 1951, 43(6): 282-287.

- [6] Li M F, Zhong W S, Yang F, et al. Genetic and molecular mechanisms of quantitative trait loci controlling maize inflorescence architecture. *Plant & Cell Physiology*, 2018, 59(3): 448-457.
- [7] Vollbrecht E, Schmidt R J. Development of the inflorescences. handbook of maize: Its biology. New York: Springer New York, 2009: 13-40.
- [8] 曹明秋, 何启志. 玉米雌、雄穗分化和叶片生长的相关性及其在生产上的意义. *新疆农业科技*, 1981(3): 15-21.
- Cao M Q, He Q Z. Correlation between ear and tassel differentiation and leaf growth in maize and its significance in production. *Xinjiang Agricultural Science and Technology*, 1981(3): 15-21.
- [9] Edwards M D, Stuber C W, Wendel J F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. *Genetics*, 1987, 116(1): 113-125.
- [10] Lander E S, Botstein D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 1989, 121(1): 185-199.
- [11] Zeng Z B. Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. *PNAS*, 1993, 90(23): 10972-10976.
- [12] 朱军. 数量性状基因定位的混合线性模型分析方法. *遗传*, 1998, 20(S1): 137-138.
- Zhu J. Mixed model approaches for quantitative trait gene mapping. *Hereditas (Beijing)*, 1998, 20(S1): 137-138.
- [13] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法. *浙江大学学报(自然科学版)*, 1999, 33(3): 327-335.
- Zhu J. Mixed model approaches of mapping genes for complex quantitative traits. *Journal of Zhejiang University (Natural Science)*, 1999, 33(3): 327-335.
- [14] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法. *作物学报*, 2009, 35(2): 239-245.
- Wang J K. Inclusive composite interval mapping of quantitative trait genes. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(2): 239-245.
- [15] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132(3): 823-839.
- [16] Yan J B, Tang H, Huang Y Q, et al. Quantitative trait loci mapping and epistatic analysis for grain yield and yield components using molecular markers with an elite maize hybrid. *Euphytica*, 2006, 149(1-2): 121-131.
- [17] Tang J H, Yan J B, Ma X Q, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120(2): 333-340.
- [18] Chen Z L, Wang B B, Dong X M, et al. An ultra-high density Bin-map for rapid QTL mapping for tassel and ear architecture in a large F₂ maize population. *BMC Genomics*, 2014, 15: 433.
- [19] Zhao Y M, Su C F. Mapping quantitative trait loci for yield-related traits and predicting candidate genes for grain weight in maize. *Scientific Reports*, 2019, 9: 16112.
- [20] Yu Y T, Li G K, Yang Z L, et al. Identification of a major quantitative trait locus for ear size induced by space flight in sweet corn. *Genetics and Molecular Research*, 2014, 13(2): 3069-3078.
- [21] Li F, Jia H T, Liu L, et al. Quantitative trait loci mapping for kernel row number using chromosome segment substitution lines in maize. *Genetics and Molecular Research*, 2014, 13(1): 1707-1716.
- [22] Chen J F, Zhang L Y, Liu S T, et al. The genetic basis of natural variation in kernel size and related traits using a four-way cross population in maize. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0153428.
- [23] Yang C, Liu J, Rong T Z. Detection of quantitative trait loci for ear row number in F₂ populations of maize. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(4): 14229-14238.
- [24] Choi J K, Sa K J, Park D H, et al. Construction of genetic linkage map and identification of QTLs related to agronomic traits in DH population of maize (*Zea mays* L.) using SSR markers. *Genes & Genomics*, 2019, 41(6): 667-678.
- [25] Huo D A, Ning Q, Shen X M, et al. QTL mapping of kernel number-related traits and validation of one major QTL for ear length in maize. *PLoS One*, 2016, 11(5): e0155506.
- [26] Upadhyaya N, da Silva H S, Bohn M O, et al. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(4): 592-606.
- [27] Choe E, Rocheford T R. Genetic and QTL analysis of pericarp thickness and ear architecture traits of Korean waxy corn germplasm. *Euphytica*, 2012, 183(2): 243-260.
- [28] Liu C L, Zhou Q, Dong L, et al. Genetic architecture of the maize kernel row number revealed by combining QTL mapping using a high-density genetic map and bulked segregant RNA sequencing. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 915.
- [29] Calderón C I, Yandell B S, Doebley J F. Fine mapping of a QTL associated with kernel row number on chromosome 1 of maize. *PLoS One*, 2016, 11(3): e0150276.
- [30] Su C F, Wang W, Gong S L, et al. High density linkage map construction and mapping of yield trait QTLs in maize (*Zea mays*) using the genotyping-by-sequencing (GBS) technology. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 706.
- [31] Liu X H, Zheng Z P, Tan Z B, et al. Genetic analysis of two new quantitative trait loci for ear weight in maize inbred line Huangzao4. *Genetics and Molecular Research*, 2010, 9(4): 2140-2147.
- [32] Cai L C, Li K, Yang X H, et al. Identification of large-effect QTL for kernel row number has potential for maize yield improvement. *Molecular Breeding*, 2014, 34(3): 1087-1096.

- [33] Lu M, Xie C X, Li X H, et al. Mapping of quantitative trait loci for kernel row number in maize across seven environments. *Molecular Breeding*, 2011, 28(2): 143-152.
- [34] Yang C, Tang D G, Zhang L, et al. Identification of QTL for ear row number and two-ranked versus many-ranked ear in maize across four environments. *Euphytica*, 2015, 206(1): 33-47.
- [35] Karen Sabadin P, Lopes de Souza C Jr, Pereira de Souza A, et al. QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. *Hereditas*, 2008, 145(4): 194-203.
- [36] Tian B H, Wang J H, Wang G Y. Confirmation of a major QTL on chromosome 10 for maize kernel row number in different environments. *Plant Breeding*, 2014, 133(2): 184-188.
- [37] Ma X Q, Tang J H, Teng W T, et al. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. *Molecular Breeding*, 2007, 20(1): 41-51.
- [38] Zhang X X, Guan Z R, Li Z L, et al. A combination of linkage mapping and GWAS brings new elements on the genetic basis of yield-related traits in maize across multiple environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(10): 2881-2895.
- [39] Zhang C S, Zhou Z Q, Yong H J, et al. Analysis of the genetic architecture of maize ear and grain morphological traits by combined linkage and association mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(5): 1011-1029.
- [40] Zhou B, Zhou Z J, Ding J Q, et al. Combining three mapping strategies to reveal quantitative trait loci and candidate genes for maize ear length. *The Plant Genome*, 2018, 11(3): 170107.
- [41] Li Z L, Liu P, Zhang X X, et al. Genome-wide association studies and QTL mapping uncover the genetic architecture of ear tip-barrenness in maize. *Physiologia Plantarum*, 2020, 170(1): 27-39.
- [42] Xue S, Bradbury P J, Casstevens T, et al. Genetic architecture of domestication-related traits in maize. *Genetics*, 2016, 204(1): 99-113.
- [43] Xiao Y J, Tong H, Yang X H, et al. Genome-wide dissection of the maize ear genetic architecture using multiple populations. *New Phytologist*, 2016, 210(3): 1095-1106.
- [44] Liu L, Du Y F, Huo D A, et al. Genetic architecture of maize kernel row number and whole genome prediction. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(11): 2243-2254.
- [45] Brown P J, Upadaya N, Mahone G S, et al. Distinct genetic architectures for male and female inflorescence traits of maize. *PLoS Genetics*, 2011, 7(11): e1002383.
- [46] Li H J, Yang Q S, Gao L L, et al. Identification of heterosis-associated stable QTLs for ear-weight-related traits in an elite maize hybrid Zhengdan 958 by design III. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 561.
- [47] Wang J, Zhang X, Lin Z W. QTL mapping in a maize F_2 population using genotyping-by-sequencing and a modified fine-mapping strategy. *Plant Science*, 2018, 276: 171-180.
- [48] Austin D F, Lee M. Comparative mapping in $F_{2,3}$ and $F_{6,7}$ generations of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(7): 817-826.
- [49] Veldboom L R, Lee M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 89(4): 451-458.
- [50] Mendes-Moreira P, Alves M L, Satovic Z, et al. Genetic architecture of ear fasciation in maize (*Zea mays*) under QTL scrutiny. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0124543.
- [51] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57(4): 461-485.
- [52] Flint-Garcia S A, Thornsberry J M, Buckler E S IV. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54(1): 357-374.
- [53] 杨小红, 严建兵, 郑艳萍, 等. 植物数量性状关联分析研究进展. *作物学报*, 2007, 33(4): 523-530.
Yang X H, Yan J B, Zheng Y P, et al. Reviews of association analysis for quantitative traits in plants. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(4): 523-530.
- [54] McMullen M D, Kresovich S, Villeda H S, et al. Genetic properties of the maize nested association mapping population. *Science*, 2009, 325(5941): 737-740.
- [55] Dell'Acqua M, Gatti D M, Pea G, et al. Genetic properties of the MAGIC maize population: a new platform for high definition QTL mapping in *Zea mays*. *Genome Biology*, 2015, 16: 167.
- [56] Xiao Y J, Liu H J, Wu L J, et al. Genome-wide association studies in maize: praise and stargaze. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 359-374.
- [57] Klein R J, Zeiss C, Chew E Y, et al. Complement factor H polymorphism in age-related macular degeneration. *Science*, 2005, 308(5720): 385-389.
- [58] Thornsberry J M, Goodman M M, Doebley J, et al. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics*, 2001, 28(3): 286-289.
- [59] Beló A, Zheng P Z, Luck S, et al. Whole genome scan detects an allelic variant of *fad2* associated with increased oleic acid levels in maize. *Molecular Genetics and Genomics*, 2008, 279(1): 1-10.
- [60] Xu Y, Xu C, Xu S. Prediction and association mapping of agronomic traits in maize using multiple omic data. *Heredity*, 2017, 119(3): 174-184.
- [61] Yang N, Lu Y L, Yang X H, et al. Genome wide association studies using a new nonparametric model reveal the genetic architecture of 17 agronomic traits in an enlarged maize association panel. *PLoS Genetics*, 2014, 10(9): e1004573. DOI:10.1371/journal.pgen.1004573.

- [62] Li T, Qu J Z, Tian X K, et al. Identification of ear morphology genes in maize (*Zea mays* L.) using selective sweeps and association mapping. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 747. DOI: 10.3389/fgene.2020.00747.
- [63] Somssich M, Je B I, Simon R, et al. CLAVATA-WUSCHEL signaling in the shoot meristem. *Development* (Cambridge, England), 2016, 143(18): 3238-3248.
- [64] Galli M, Liu Q J, Moss B L, et al. Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture. *PNAS*, 2015, 112(43): 13372-13377.
- [65] Chuck G, Cigan A M, Saetern K, et al. The heterochronic maize mutant *Corngrass1* results from overexpression of a tandem microRNA. *Nature Genetics*, 2007, 39(4): 544-549.
- [66] Chuck G, Meeley R, Irish E, et al. The maize *tasselseed4* microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting *Tasselseed6/indeterminate spikelet1*. *Nature Genetics*, 2007, 39(12): 1517-1521.
- [67] Gallavotti A, Long J A, Stanfield S, et al. The control of axillary meristem fate in the maize *ramosa* pathway. *Development* (Cambridge, England), 2010, 137(17): 2849-2856.
- [68] Bommert P, Lunde C N, Nardmann J, et al. *Thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis CLAVATA1* leucine-rich repeat receptor-like kinase. *Development* (Cambridge, England), 2005, 132(6): 1235-1245.
- [69] Taguchi-Shiobara F, Yuan Z, Hake S, et al. The *fasciated ear2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize. *Genes & Development*, 2001, 15(20): 2755-2766.
- [70] Bommert P, Nagasawa N S, Jackson D. Quantitative variation in maize kernel row number is controlled by the *FASCIATED EAR2* locus. *Nature Genetics*, 2013, 45(3): 334-337.
- [71] Bommert P, Je B I, Goldshmidt A, et al. The maize Gα gene *COMPACT PLANT2* functions in CLAVATA signalling to control shoot meristem size. *Nature*, 2013, 502(7472): 555-558.
- [72] Je B I, Gruel J, Lee Y K, et al. Signaling from maize organ primordia via *FASCIATED EAR3* regulates stem cell proliferation and yield traits. *Nature Genetics*, 2016, 48(7): 785-791.
- [73] Nardmann J, Werr W. The shoot stem cell niche in angiosperms: expression patterns of *WUS* orthologues in rice and maize imply major modifications in the course of mono- and dicot evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23(12): 2492-2504.
- [74] Chen Z L, Li W, Gaines C, et al. Structural variation at the maize *WUSCHEL1* locus alters stem cell organization in inflorescences. *Nature Communications*, 2021, 12: 2378.
- [75] Gallavotti A, Barazesh S, Malcomber S, et al. *Sparse inflorescence1* encodes a monocot-specific *YUCCA*-like gene required for vegetative and reproductive development in maize. *PNAS*, 2008, 105(39): 15196-15201.
- [76] Phillips K A, Skirpan A L, Liu X, et al. *Vanishing tassel2* encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize. *The Plant Cell*, 2011, 23(2): 550-566.
- [77] Barazesh S, McSteen P. *Barren inflorescence1* functions in organogenesis during vegetative and inflorescence development in maize. *Genetics*, 2008, 179(1): 389-401.
- [78] McSteen P, Hake S. *Barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence. *Development* (Cambridge, England), 2001, 128(15): 2881-2891.
- [79] McSteen P, Malcomber S, Skirpan A, et al. *Barren inflorescence2* encodes a co-ortholog of the *PINOID* serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize. *Plant Physiology*, 2007, 144(2): 1000-1011.
- [80] Carraro N, Forestan C, Canova S, et al. *ZmPIN1a* and *ZmPIN1b* encode two novel putative candidates for polar auxin transport and plant architecture determination of maize. *Plant Physiology*, 2006, 142(1): 254-264.
- [81] Forestan C, Meda S, Varotto S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1373-1390.
- [82] Pautler M, Eveland A L, LaRue T, et al. *FASCIATED EAR4* encodes a bZIP transcription factor that regulates shoot meristem size in maize. *The Plant Cell*, 2015, 27(1): 104-120.
- [83] Ritter M K, Padilla C M, Schmidt R J. The maize mutant *barren stalk1* is defective in axillary meristem development. *American Journal of Botany*, 2002, 89(2): 203-210.
- [84] Gallavotti A, Zhao Q, Kiyozuka J, et al. The role of *barren stalk1* in the architecture of maize. *Nature*, 2004, 432(7017): 630-635.
- [85] Yao H, Skirpan A, Wardell B, et al. The *barren stalk2* gene is required for axillary meristem development in maize. *Molecular Plant*, 2019, 12(3): 374-389.
- [86] Gallavotti A, Malcomber S, Gaines C, et al. *BARREN STALK FASTIGIATE1* is an AT-hook protein required for the formation of maize ears. *The Plant Cell*, 2011, 23(5): 1756-1771.
- [87] Lincoln C, Long J, Yamaguchi J, et al. A *knotted1*-like homeobox gene in *Arabidopsis* is expressed in the vegetative meristem and dramatically alters leaf morphology when overexpressed in transgenic plants. *The Plant Cell*, 1994, 6(12): 1859-1876.
- [88] Kerstetter R A, Laudencia-Chinguanco D, Smith L G, et al. Loss-of-function mutations in the maize homeobox gene, *knotted1*, are defective in shoot meristem maintenance. *Development* (Cambridge, England), 1997, 124(16): 3045-3054.
- [89] Vollbrecht E, Reiser L, Hake S. Shoot meristem size is dependent on inbred background and presence of the maize homeobox gene, *knotted1*. *Development* (Cambridge, England), 2000, 127(14): 3161-3172.

- [90] Bolduc N, Yilmaz A, Mejia-Guerra M K, et al. Unraveling the KNOTTED1 regulatory network in maize meristems. *Genes & Development*, 2012, 26(15): 1685-1690.
- [91] Laudencia-Chingcuanco D, Hake S. The *indeterminate floral apex1* gene regulates meristem determinacy and identity in the maize inflorescence. *Development (Cambridge, England)*, 2002, 129(11): 2629-2638.
- [92] Bensen R J, Johal G S, Crane V C, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene. *The Plant Cell*, 1995, 7(1): 75-84.
- [93] Chuck G, Muszynski M, Kellogg E, et al. The control of spikelet meristem identity by the *branched silkless1* gene in maize. *Science*, 2002, 298(5596): 1238-1241.
- [94] Wang H, Nussbaum-Wagler T, Li B L, et al. The origin of the naked grains of maize. *Nature*, 2005, 436(7051): 714-719.
- [95] Wang H, Studer A J, Zhao Q, et al. Evidence that the origin of naked kernels during maize domestication was caused by a single amino acid substitution in *tga1*. *Genetics*, 2015, 200(3): 965-974.
- [96] Han J J, Jackson D, Martienssen R. Pod corn is caused by rearrangement at the *Tunicate1* locus. *The Plant Cell*, 2012, 24(7): 2733-2744.
- [97] Chuck G, Whipple C, Jackson D, et al. The maize SBP-box transcription factor encoded by *tasselsheth4* regulates bract development and the establishment of meristem boundaries. *Development (Cambridge, England)*, 2010, 137(8): 1243-1250.
- [98] Chuck G S, Brown P J, Meeley R, et al. Maize *SBP-box* transcription factors *unbranched2* and *unbranched3* affect yield traits by regulating the rate of lateral primordia initiation. *PNAS*, 2014, 111(52): 18775-18780.
- [99] Du Y F, Liu L, Peng Y, et al. *UNBRANCHED3* expression and inflorescence development is mediated by *UNBRANCHED2* and the distal enhancer, *KRN4*, in maize. *PLoS Genetics*, 2020, 16(4): e1008764.
- [100] Liu L, Du Y F, Shen X M, et al. *KRN4* controls quantitative variation in maize kernel row number. *PLoS Genetics*, 2015, 11(11): e1005670.
- [101] Zhang D, Sun W, Singh R, et al. *GRF-interacting factor1* regulates shoot architecture and meristem determinacy in maize. *The Plant Cell*, 2018, 30(2): 360-374.
- [102] Wang J, Lin Z L, Zhang X, et al. *krl1*, a major quantitative trait locus for kernel row number in maize. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1634-1646.
- [103] Chuck G, Meeley R, Hake S. Floral meristem initiation and meristem cell fate are regulated by the maize *AP2* genes *ids1* and *sid1*. *Development (Cambridge, England)*, 2008, 135(18): 3013-3019.
- [104] Vollbrecht E, Springer P S, Goh L, et al. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature*, 2005, 436(7054): 1119-1126.
- [105] Sigmon B, Vollbrecht E. Evidence of selection at the *ramosa1* locus during maize domestication. *Molecular Ecology*, 2010, 19(7): 1296-1311.
- [106] Bortiri E, Chuck G, Vollbrecht E, et al. *ramosa2* encodes a LATERAL ORGAN BOUNDARY domain protein that determines the fate of stem cells in branch meristems of maize. *The Plant Cell*, 2006, 18(3): 574-585.
- [107] Satoh-Nagasawa N, Nagasawa N, Malcomber S, et al. A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize. *Nature*, 2006, 441(7090): 227-230.
- [108] Jia H T, Li M F, Li W Y, et al. A serine/threonine protein kinase encoding gene *KERNEL NUMBER PER ROW6* regulates maize grain yield. *Nature Communications*, 2020, 11: 988.
- [109] Shen X M, Zhao R, Liu L, et al. Identification of a candidate gene underlying *qKRN5b* for kernel row number in *Zea mays* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(12): 3439-3448.
- [110] Bombliks K, Wang R L, Ambrose B A, et al. Duplicate *FLORICAULA/LEAFY* homologs *zfl1* and *zfl2* control inflorescence architecture and flower patterning in maize. *Development (Cambridge, England)*, 2003, 130(11): 2385-2395.
- [111] Bombliks K, Doebley J F. Pleiotropic effects of the duplicate maize *FLORICAULA/LEAFY* genes *zfl1* and *zfl2* on traits under selection during maize domestication. *Genetics*, 2006, 172(1): 519-531.
- [112] Colasanti J, Yuan Z, Sundaresan V. The *indeterminate* gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize. *Cell*, 1998, 93(4): 593-603.
- [113] Kozaki A, Hake S, Colasanti J. The maize *ID1* flowering time regulator is a zinc finger protein with novel DNA binding properties. *Nucleic Acids Research*, 2004, 32(5): 1710-1720.
- [114] Schmidt R J, Veit B, Mandel M A, et al. Identification and molecular characterization of *ZAG1*, the maize homolog of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *AGAMOUS*. *The Plant Cell*, 1993, 5(7): 729-737.
- [115] Clark R M, Wagler T N, Quijada P, et al. A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *tb1* has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture. *Nature Genetics*, 2006, 38(5): 594-597.
- [116] Studer A J, Doebley J F. Do large effect QTL fractionate? A case study at the maize domestication QTL *teosinte branched1*. *Genetics*, 2011, 188(3): 673-681.
- [117] Studer A, Zhao Q, Ross-Ibarra J, et al. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1*. *Nature Genetics*, 2011, 43(11): 1160-1163.
- [118] Dong Z B, Li W, Unger-Wallace E, et al. Ideal crop plant

- architecture is mediated by *tassels replace upper ears1*, a BTB/POZ ankyrin repeat gene directly targeted by TEOSINTE BRANCHED1. PNAS, 2017, 114(41): E8656-E8664.
- [119] 王希挺, 程治军, 万建民. 植物茎端分生组织 CLV/WUS 信号途径的研究进展. 中国农业科技导报, 2008, 10(5): 1-7.
- Wang X T, Cheng Z J, Wan J M. Research progress on CLV/WUS signal pathway in plant shoot apical meristem. Journal of Agricultural Science and Technology, 2008, 10(5): 1-7.
- [120] Clark S E, Running M P, Meyerowitz E M. *CLAVATA1*, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis*. Development (Cambridge, England), 1993, 119(2): 397-418.
- [121] Kayes J M, Clark S E. *CLAVATA2*, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis*. Development (Cambridge, England), 1998, 125(19): 3843-3851.
- [122] Clark S E, Running M P, Meyerowitz E M. *CLAVATA3* is a specific regulator of shoot and floral meristem development affecting the same processes as *CLAVATA1*. Development, 1995, 121(7): 2057-2067.
- [123] Gallavotti A. The role of auxin in shaping shoot architecture. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(9): 2593-2608.
- [124] Ambros V. The evolution of our thinking about microRNAs. Nature Medicine, 2008, 14(10): 1036-1040.
- [125] Liu H J, Qin C, Chen Z, et al. Identification of miRNAs and their target genes in developing maize ears by combined small RNA and degradome sequencing. BMC Genomics, 2014, 15: 25.
- [126] McSteen P. Branching out: the *ramosa* pathway and the evolution of grass inflorescence morphology. The Plant Cell, 2006, 18(3): 518-522.
- [127] Wu X T, Skirpan A, McSteen P. *Suppressor of sessile spikelets1* functions in the *ramosa* pathway controlling meristem determinacy in maize. Plant Physiology, 2009, 149(1): 205-219.
- [128] Kaplinsky N J, Freeling M. Combinatorial control of meristem identity in maize inflorescences. Development (Cambridge, England), 2003, 130(6): 1149-1158.

Progress on Dissecting Genetic Architecture and Formation Mechanism of Maize Ear Traits

YIN Fang-bing^{1,2} WANG Cheng^{1,2} LONG Yan^{1,2,3} DONG Zhen-ying^{1,2} WAN Xiang-yuan^{1,2,3}

(1 Research Center of Biology and Agriculture, Shunde Graduate School, School of Chemistry and Biological Engineering, University of Science and Technology Beijing, Beijing 100083, China)

(2 Zhongzhi International Institute of Agricultural Biosciences, Beijing 100192, China)

(3 Beijing Engineering Laboratory of Main Crop Bio-Tech Breeding, Beijing International Science and

Technology Cooperation Base of Bio-Tech Breeding, Beijing Solidwill Sci-Tech Co., Ltd., Beijing 100192, China)

Abstract Ear is an important reproductive organ of maize. The development of ear determines the size of mature ear and the weight of single ear, and then directly affects the yield of maize. Ear traits include ear length, ear diameter, kernel row number, kernel number per row, ear weight, and kernel weight per ear, which are quantitative genetic traits controlled by multiple genes, and their genetic structures are different. It is effective to increase maize yield by analyzing the genetic basis of the traits of ear and optimizing the structure of ear. Through quantitative trait locus(QTL) mapping, genome-wide association study (GWAS) and other approaches, many loci related to ear traits have been identified, but at present, there are few ear-trait-related genes were cloned, and the consistent map of the identified genetic loci is not complete, so it is difficult to reveal the genetic structure of ear traits comprehensively. Based on the previous progress in genetic mapping of ear traits, the identified QTLs and significantly associated SNPs were integrated into the V4 version of maize B73 reference genome, and the genetic hotspots for ear traits were identified. The work is valuable for further analysis of the genetic structure of ear traits, cloning ear-trait-related genes and dissecting the molecular mechanism of ear development.

Keywords Ear traits Quantitative trait locus(QTL) mapping Genome-wide association study(GWAS) Genetic structure Gene